

УДК 576.895.421 : 579.834

© 1990

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПЕРЕНОСА ВОЗБУДИТЕЛЯ  
БОЛЕЗНИ ЛАЙМА

Н. А. Филиппова

Проведен критический анализ таксономического состава переносчиков возбудителя болезни Лайма. Показано, что основные биологические переносчики принадлежат к таксономической группе *persulcatus*, обоснованной внутри подрода *Ixodes* s. str. еще до открытия возбудителя (Филиппова, 1971, 1973). Акцентируется внимание на филетическом единстве основных переносчиков и на палеогенезе их ареалов.

Отсчет истории изучения переноса иксодовыми клещами возбудителя болезни Лайма начинается несколько ранее идентификации возбудителя. Через несколько лет после того, как в окрестностях г. Лайма (США, штат Коннектикут) были зарегистрированы десятки случаев заболевания неясной этиологии, но с подозрением на перенос возбудителя иксодовыми клещами, из *Ixodes dammini* Spielman, Clifford, Piesman et Corwin, 1979 — массового вида густонаселенной территории северо-востока США, была выделена спирохета (Burgdorfer e. a., 1982). Затем последовало выделение спирохеты из *I. pacificus* Cooley et Kohls, 1944 на западе США (Burgdorfer, Keirans, 1983), а также из *I. ricinus* (L., 1758) — в Швейцарии (Barbour e. a., 1983; Burgdorfer e. a., 1983). Вскоре была установлена идентичность возбудителей, и описан вид спирохеты *Borrelia burgdorferi* Johnson, Hyde, Schmid et Brenner, 1984. Строго говоря, заболевание в силу широкого распространения, тяжелого клинического течения, сопровождающегося нередко бросающимися в глаза крупными кожными эритемами, регистрировалось неоднократно и ранее, в том числе в Европе (Швеция, СССР). В ряде случаев оно связывалось с присасыванием клещей рода *Ixodes* Latr., что показано в ретроспективном анализе литературы в цитированных выше публикациях, а также в обзоре Крючечникова (1985).

В настоящее время болезнь Лайма зарегистрирована более чем в 20 странах мира, и сведения о географическом распространении ее продолжают пополняться. Она широко распространена на североамериканском континенте, охватывая США и сопредельные территории Канады. На евразийском суперконтиненте она широко распространена почти во всех европейских странах, СССР, зарегистрирована в КНР и Японии. Единичные случаи отмечены в Австралии, северной и южной Африке.<sup>1</sup>

В СССР болезнь Лайма подтверждена выделением *B. burgdorferi* (Крючечников и др., 1988) и регистрируется ежегодно практически повсеместно в пределах лесной зоны европейской части и подзон средней и южной тайги азиатской части страны. В качестве переносчиков *B. burgdorferi* зарегистрированы *I. ricinus* и *I. persulcatus* Sch., 1930 — основные переносчики вирусов клещевого

<sup>1</sup> В Австралии и южной Африке переносчик неизвестен.

энцефалита (Коренберг и др., 1987а, 1987б, 1988, 1989; Баратов, 1989; Мотеюнас и др., 1989; Рейчук и др., 1989; Пиценко и др., 1989).

В мировой литературе накопились обширные данные о переносчиках *B. burgdorferi*. Авторы сходятся во мнении о том, что насекомые если и могут осуществлять перенос данной спирохеты, то только механическим путем. Роль иксодовых клещей как биологических переносчиков *B. burgdorferi* в настоящее время общепризнана (Stanek e. a., 1987a; Teleford, Spielman, 1989; Piesman, 1989, и др.).

Цель нашей статьи — критически оценить иксодид-переносчиков *B. burgdorferi* с таксономических позиций и акцентировать внимание на некоторых вытекающих отсюда характеристиках основных переносчиков эволюционного плана, имеющих, с нашей точки зрения, прогностическое значение для изучения проблем природной очаговости болезни Лайма.

Во всемирном масштабе на спонтанное носительство исследовано 17 видов 5 родов сем. Ixodidae. Естественная зараженность спирохетой *B. burgdorferi* достоверно установлена у следующих видов. В Северной Америке: *Ixodes dammini* (северо-восточные, прилежащие к Атлантическому океану штаты США и сопредельные территории Канады), *I. pacificus* Cooley et Kohls, 1944 — западные, прилежащие к Тихому океану штаты США (Burgdorfer e. a., 1982; Burgdorfer, Keirans, 1983; Burgdorfer e. a., 1985; Burgdorfer, Gage, 1987; Doby e. a., 1987; Lane, Burgdorfer, 1987a, 1987b, 1988; Anderson, 1988; Piesman, 1989, и др.); в Евразии: *I. ricinus*, *I. persulcatus* (Barbour e. a., 1983; Burgdorfer e. a., 1983; Cafilisch e. a., 1984; Aeschlimann e. a., 1987; Kawabata, 1987; Schmidt e. a., 1987; Stanek e. a., 1987b; Коренберг и др., 1987б, 1988, 1989; Ai e. a., 1988, и др.).<sup>2</sup> *B. burgdorferi* выделена из названных видов многократно и во многих точках их ареалов. От каждого из следующих видов, несмотря на повторные попытки, зарегистрированы единичные выделения *B. burgdorferi*: *I. scapularis* Say, 1821 — юг и юго-запад США (Burgdorfer, Gage, 1987; Magnarelli e. a., 1986a; Piesman, Sinsky, 1988; Piesman, 1989); *Amblyomma americanum* (L., 1758) — восточные штаты (Schulze e. a., 1986, 1987); *Dermacentor occidentalis* Marx, 1882 — Калифорния (Lane, Vavoire, 1988). Наконец, при однократных исследованиях *B. burgdorferi* выделена из *Ixodes neotomae* Cooley, 1944 (Калифорния) и *Haemaphysalis leporispalustris* Pack., 1869 — там же (Lane, Burgdorfer, 1988). Спирохета, выделенная от *Ixodes dentatus* Marx, 1899, имела биохимические отличия от *B. burgdorferi*.

Вопрос о резервуарах *B. burgdorferi* среди позвоночных животных в природных очагах болезни Лайма изучен наиболее полно на североамериканском континенте. Носительство *B. burgdorferi* отмечено для многих видов млекопитающих и птиц-прокормителей клещей. Наиболее эффективным резервуаром *B. burgdorferi* среди диких млекопитающих считаются: белоногий хомячок (прокормитель преимагинальных фаз переносчиков) и белохвостый олень (прокормитель имаго); существенную роль играют также енот-полоскун и другие мелкие и средние хищные млекопитающие. Удельный вес птиц как природного резервуара спирохеты пока не установлен, хотя в качестве носителей зарегистрированы дрозды и другие воробьиные, прокармливающие преимагинальные фазы (Matuschka, Spielman, 1986; Anderson, 1988). Показано, что роль ящериц, которые составляют значительный процент среди прокормителей личинок и нимф *Ixodes pacificus*, в циркуляции *B. burgdorferi* ничтожна (Lane, Loye, 1989).

Обширность ареалов почти всех видов, для которых естественная зараженность установлена повторно, высокая численность их, способность всех фаз присасываться к человеку, интенсивный контакт человека с местами обитания

<sup>2</sup> В северной Африке (Тунис) из *I. ricinus* выделена спирохета, предположительно — возбудитель болезни Лайма (Zhioua e. a., 1989).

данных видов (различного типа лесами теплоумеренных территорий) в результате производственной и бытовой деятельности — хорошо известны и нашли отражение в многочисленных оригинальных публикациях и сводках (Филиппова, 1977; Таежный клещ, 1985; Keirans, Clifford, 1978; Spielman e. a., 1979; Spielman, e. a., 1985; Burgdorfer, Gage, 1987; Magnarelli e. a., 1987a; Wilson e. a., 1988, и др.).

Для оценки роли названных видов в циркуляции *B. burgdorferi* в природных очагах необходимы количественные показатели о соотношении в жизненном цикле клеща степени естественной зараженности, трансфазовой и трансвариальной передачи спирохеты. Помимо колебания естественной зараженности в зависимости от географических, экологических и временных факторов, показано, что спирохета *B. burgdorferi* претерпевает развитие по ходу жизненного цикла клеща даже в пределах одной его морфологической фазы, что отражается на количественных показателях при обнаружении спирохеты (Anderson, 1988; Burgdorfer e. a., 1988; Piesman, 1989).

За период, прошедший со времени описания *B. burgdorferi*, накоплены немалые материалы по вопросам взаимоотношения спирохеты с разными видами клещей в процессе их жизненного цикла. Благодаря многим исследованиям установлено, что каждому виду свойствен тот или иной уровень естественной зараженности. Андерсон (Anderson, 1988) на основе 14 литературных источников приводит следующие данные об естественной зараженности *I. dammini* на территории 5 восточных штатов США. У голодных половозрелых клещей и нимф она составляла 19—79 %, у питающихся личинок и нимф — 12—41, половозрелых клещей — 10—35, у сытых личинок и нимф — 60 %; наибольшая суммарная естественная зараженность наблюдалась в штатах Нью-Йорк (41—61 %), Нью-Джерси (46—79 %) и Висконсин (66 %). Как правило, естественная зараженность устанавливалась на выборках, содержащих несколько сотен особей. Имеются данные о 100 %-ной естественной зараженности *I. dammini* (Burgdorfer, Gage, 1987). Естественная зараженность популяций *I. ricinus* в Швейцарии составляла 5—36 % (Burgdorfer e. a., 1983; Aeschlimann e. a., 1987); в Чехословакии — до 20 % (Kmety e. a., 1987). Естественная зараженность популяций *I. ricinus* и *I. persulcatus* в зоне их сообитания на северо-западе СССР, в Кировском р-не Ленинградской обл., у второго вида была в среднем в 2 раза выше, чем у первого, и на отдельных участках достигала 50 % (Коренберг и др., 1988). На Дальнем Востоке, в окрестностях г. Хабаровска, естественная зараженность *I. persulcatus* составляла 20 % (Коренберг и др., 1987a). Естественная зараженность половозрелой фазы *I. pacificus* и *I. scapularis* оказывалась неизменно низкой, соответственно 1—3 % (Burgdorfer, Keirans, 1983; Burgdorfer e. a., 1985; Lane, Burgdorfer, 1987a) и до 0.4 % (Magnarelli e. a., 1986a; Burgdorfer, Gage, 1987; Lane, Burgdorfer, 1987b; Piesman, Sinsky, 1988; Piesman, 1989).

Но переходя к оценке трансвариальной и трансфазовой передачи спирохеты, следует отметить, что в тех же популяциях *I. pacificus* оба феномена были свойственны 100 % особей первого лабораторного поколения, а среди личинок второго лабораторного поколения спирохету получили трансвариально более 90 % особей (Lane, Burgdorfer, 1987b). Трансвариальная передача спирохеты доказана также для *I. dammini* и *I. ricinus*. У разных исследователей доля личинок *I. dammini*, получивших спирохету трансвариально от естественно зараженных самок, колебалась от 0 до 100 % (Magnarelli e. a., 1987a; Brugdorfer e. a., 1988). Во второй работе показано, что при высоком проценте заражения яиц наблюдался низкий уровень численности спирохет в них. Этим объясняется затухание в некоторых опытах трансфазовой передачи уже при линьке на нимфу. Авторы обращают внимание на тот факт, что в публикациях, касающихся трансвариальной передачи у *I. dammini*, не оценивается уровень численности спирохет в личинках и последующая трансфазовая пере-

дача. Далее обращено внимание и на такой факт, что, несмотря на огромное количество спирохет в развивающихся ооцитах некоторых самок, трансвариальной передачи не наблюдалось. Дискутируются возможные объяснения причин такого явления: либо гибнут яйца, зараженные спирохетой, и тогда трансвариальная передача — патологический процесс для тканей ооцитов, либо гибнут спирохеты в процессе оогенеза, чему соответствует обнаружение в отложенных яйцах и личинках лишь небольшого числа морфологически типичных спирохет. Чаше уровень трансвариальной передачи у этого вида был низкий и составлял 1—3 %, что соответствует низкому уровню естественной зараженности голодных личинок в природе, составляющему примерно 1 %. Поэтому личинки *I. dammini* не имеют существенного эпидемиологического значения и приобретают спирохету в результате питания на мелких млекопитающих и птицах (Piesman e. a., 1986; Magnarelli e. a., 1987a; Anderson, 1988). Высокий уровень трансфазовой передачи свойствен естественному протекающему жизненному циклу *I. dammini*, начиная с линьки личинки на нимфу, и приводит к высокой естественной зараженности уже нимфальной фазы в разных популяциях, а следовательно, и ее большому эпидемиологическому значению (Schulze e. a., 1986; Anderson, 1988; Piesman, 1989). Этому соответствуют экспериментальные данные: от личинок, зараженных *B. burgdorferi* кормлением на больном животном, спирохету получала большая часть нимф (Teleford, Spielman, 1989). Для *I. ricinus* отмечен уровень трансвариальной передачи в целом более высокий, чем для *I. dammini*, и с последующей трансфазовой передачей; при этом личинки заражали при питании лабораторных животных и показали 100%-ный уровень трансфазовой передачи *B. burgdorferi* нимфам (Stanek e. a., 1987a; Magnarelli e. a., 1987a). Из этого следует, что все активные фазы *I. ricinus* имеют эпидемиологическое значение. Допуская существование в незначительном проценте трансвариальной передачи у *I. scapularis* (Magnarelli e. a., 1986; Lane, Burgdorfer, 1987b), авторы установили, что в эксперименте 73 % личинок этого вида черпали спирохету при питании на инфицированном животном с последующей передачей ее трансфазно нимфам; в результате линьки этих нимф около 50 % особей имаго получили спирохету трансфазно (Burgdorfer, Gage, 1987). Интересны сведения еще об одном североамериканском виде — *I. dentatus*, паразитирующем преимущественно на диких кроликах, ареал которого частично перекрывается с ареалами рассмотренных выше североамериканских видов. В эксперименте личинки *I. dentatus*, питавшиеся на лабораторном животном, зараженном *B. burgdorferi*, воспринимали спирохету и передали ее при линьке примерно 50 % нимф, которые в свою очередь заразили лабораторных животных при питании на них (Teleford, Spielman, 1989). Учитывая высокую численность *I. dentatus* в природе, авторы отводят ему роль потенциального переносчика в поселениях дикого кролика. Согласно другим данным (Anderson, 1988), выделенная от спонтанно зараженных клещей *I. dentatus* спирохета отличалась от *B. burgdorferi* по составу протеинов.

Таким образом, высокий или достаточно высокий уровень трансфазовой передачи *B. burgdorferi* установлен для *I. pacificus*, *I. ricinus*, *I. dammini*, *I. scapularis*, *I. dentatus*. Трансвариальная передача установлена для первых трех видов (хотя для *I. dammini* уровень ее невысок) и предполагается у четвертого. *I. persulcatus* пока не исследован в направлении взаимоотношений со спирохетой в процессе его жизненного цикла. Но эпидемиологические данные для многих точек ареала в сопоставлении с приведенными выше данными о высоком уровне естественной зараженности свидетельствуют о том, что этот вид — один из важнейших переносчиков возбудителя болезни Лайма по всему своему обширному ареалу, от северо-запада нашей страны до Дальнего Востока включительно, с охватом Японии и некоторых сопредельных территорий Китая.

Резюмируя данные о взаимоотношениях других видов с *B. burgdorferi*, можно сказать следующее. Несмотря на повторные попытки, лишь однажды удалось достоверно установить естественную зараженность *Amblyomma americanum*, причем всех фаз одновременно, в том числе и голодных личинок, что говорит в пользу трансвариальной передачи. Но уровень носительства был значительно ниже (в среднем 9 %), чем таковой *I. dammini* (50 %) в том же природном очаге штата Нью-Джерси (Schulze e. a., 1987). Авторы относят *A. americanum* к потенциальным переносчикам возбудителя болезни Лайма. В штате Калифорния 2 из 10 особей *Ixodes neotomae* и 2 из 174 особей *Haemaphysalis leporispalustris* были носителями спирохеты; 1 самка последнего вида передала спирохету трансвариально (Lane, Burgdorfer, 1988). В природных очагах болезни Лайма исследовались и другие виды: *Ixodes (Ixodiopsis) cookei* Pack., 1869, *Dermacentor variabilis* Say, 1821, *D. albipictus* Pack., 1869, *D. occidentalis*, *D. parumapertus* Neum., 1901, *D. reticulatus* (Fabr., 1794), *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844 (Anderson, Magnarelli, 1983; Anderson e. a., 1985; Magnarelli e. a., 1986a; Lane, Burgdorfer, 1987a, 1988; Коренберг и др., 1989; Рейчук и др., 1989). Однако установить естественную зараженность удалось только для *D. occidentalis*: при повторных попытках у 2 из 253 особей (0.8 %) была обнаружена *B. burgdorferi* (Lane, Burgdorfer, 1988; Lane, Lavoie, 1988). Имеется также указание на выделение неидентифицированной спирохеты из видов: *Amblyomma americanum*, *Dermacentor variabilis*, *D. parumapertus* и *Rhipicephalus sanguineus* (Latr., 1806) (Rawlings, 1986).

При экспериментальном заражении личинок *Amblyomma americanum* и *Dermacentor variabilis* лишь незначительная часть особей приобретала *B. burgdorferi*, но она сохранялась в организме личинок очень короткий период; трансфазовой передачи не наблюдалось (Piesman, Sinsky, 1988). В других опытах личинки *D. variabilis* не воспринимали спирохеты (Bosler e. a., 1985).

Резюмируя изложенные сведения, мы имеем все основания согласиться с авторами в том, что основными биологическими переносчиками *B. burgdorferi* служат виды: *Ixodes dammini*, *I. pacificus* в Северной Америке и *I. ricinus*, *I. persulcatus* в Евразии. Некоторые авторы причисляют к основным переносчикам *I. scapularis* (Piesman, 1989), другие относят его к потенциальным переносчикам (Burgdorfer, Gage, 1987; Lane, Burgdorfer, 1987b), как и названных выше *I. dentatus* и *A. americanum*.

Все основные и некоторые потенциальные переносчики *B. burgdorferi* принадлежат к роду *Ixodes* Latr., подроду *Ixodes* s. str. Как показано на сравнительно-онтогенетической основе, подрод *Ixodes* s. str., включающий около 70 видов, компактен морфологически и отграничен значительным хиатусом от остальных 18 подродов этого рода; вместе с этим составляющие его виды проявляют экологическое и морфологическое разнообразие (Филиппова, 1977). В пределах данного подрода прослеживается несколько групп видов.

В связи с поставленной выше целью — проанализировать систематическое положение видов-переносчиков *B. burgdorferi*, внимание привлекает группа видов, названная нами группой *persulcatus* (Филиппова, 1969, 1971, 1973). Цикл исследований этой группы был проведен нами для выяснения родственных отношений основных переносчиков вирусов клещевого энцефалита: типичного представителя фауны европейских лесов — *I. ricinus* и типичного представителя подзон средней и южной восточноевропейской и азиатской тайги — *I. persulcatus*, т. е. вне всякой связи с болезнью Лайма и даже до ее широкого открытия. Стимулом для анализа родственных отношений между *I. ricinus* и *I. persulcatus* послужил факт установления сборного характера второго вида и смешивания с ним ряда самостоятельных, но в тот период почти не изученных видов (*I. pavlovskyi* Pom., 1946, *I. kazakstani* Ol. et Sor., 1937, *I. kashmiricus* Pom., 1948, *I. nipponensis* Kit. et Saito, 1967) из состава фауны СССР

и некоторых сопредельных на юге и востоке территорий. Переописание этих видов, описание недостающего пола и преимагинальных фаз, выявление особенностей трофических и биотопических связей, ареалов, а также изучение литературы и коллекционных материалов по всем фазам развития почти всех известных тогда внепалеарктических видов подрода *Ixodes* s. str., позволили сформулировать представление о группе *persulcatus* на сравнительно-онтогенетической основе.

В результате к группе *persulcatus* были отнесены (Филиппова, 1969, 1971, 1973), кроме перечисленных палеарктических видов, индомалайские — *I. nuttallianus* Sch., 1930, *I. hyatti* Cliff., Hoog. et Kohls, 1971; неарктические — *I. pacificus*, *I. jellisoni* Cooley et Kohls, 1938, *I. muris* Bish. et Smith, 1937. Принадлежность к этой группе *I. scapularis* была поставлена под вопрос из-за несколько aberrантного строения основания гнатосомы преимагинальных фаз. В цитированных работах рассмотрены трофические и биотопические связи видов, а также рецентные ареалы, и предложена гипотеза о палеогенезе ареалов восточной и западной ветвей этой группы, трактующая динамику биотопических связей и территориальных соотношений видов в процессе становления, расцвета и регрессии в течение их третичной и четвертичной истории, а также возможные причины этих процессов.

Цитированные работы остались почти не использованными авторами, изучающими перенос возбудителя болезни Лайма, хотя беглое обращение к вопросу о положении переносчиков в подрode *Ixodes* s. str. находим в ряде публикаций. Так, Хугстраал (Hoogstraal, 1981, с. 90) относит *I. dammini* к «евроазиатскому комплексу *I. (I.) ricinus*» и отмечает близость к нему *I. pacificus*. Все последующие авторы, ссылаясь лишь на эту публикацию, оставляют за комплексом тот же состав (Burgdorfer, Keirans, 1983) или дополняют его видами — неарктическими *I. scapularis*, *I. affinis* Neum., 1899, неотропическим *I. pararicinus* Keirans, Cliff., Gugl. et Mangold, 1985 (Keirans e. a., 1985). Позже Хугстраал (Hoogstraal, 1986, с. 28) обратил внимание в связи с проблемой болезни Лайма на значение наших исследований по расшифровке состава группы *persulcatus*, но при этом он ссылается только на данные по СССР, оставляя без внимания данные по внепалеарктическим видам, в том числе и неарктическим, автор называет группу «комплексом *I. (I.) ricinus-persulcatus*» и относит к нему *I. dammini*, *I. pacificus*, *I. scapularis*, *I. gibbosus* Nutt., 1916, а также (ошибочно!) *I. (Ixodiopsis) angustus* Neum., 1899. Далее со ссылкой на публикацию (Hoogstraal, 1981), в которой упомянуты только 3 вида, к комплексу *I. (I.) ricinus* отнесены 5 видов: *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. dammini*, *I. scapularis*, *I. pacificus* (Piesman, 1989). Приходится констатировать, что ни одна из публикаций, касающихся комплекса *I. (I.) ricinus* или *I. (I.) ricinus-persulcatus*, не содержит ни морфологического обоснования (какие признаки, каких фаз побудили выделить комплекс), ни полного видового состава (виды, приведенные одними авторами, теряются у других).

Возвращаясь к основным переносчикам *B. burgdorferi*, мы обнаруживаем все виды, кроме *I. dammini*, в составе группы *persulcatus*, зафиксированном нами в 1973 г. Вид *I. dammini* описан позже, в 1979 г., в результате ревизии вида *I. scapularis*, проведенной в связи с массовыми заболеваниями болезнью Лайма на территории его ареала. *I. dammini* был описан сразу по обоим полам и преимагинальным фазам (Spielman e. a., 1979). Описание, снабженное фотографиями, сделанными с растровым микроскопом, отчетливо показывает, что строение основания гнатосомы личинки и нимфы *I. dammini* — переходное между таковым у *I. scapularis*,<sup>3</sup> с одной стороны, и *I. muris* (и всеми ви-

<sup>3</sup> Личинка и нимфа *I. scapularis*, а также нимфа *I. dentatus* исследованы по коллекционному материалу ЗИНа АН СССР, любезно присланному д-ром Д. Соненшайном (D. Sonenshine), США, по нашей просьбе в первый период изучения группы *persulcatus*.

дами группы *persulcatus*) — с другой. По остальным чертам строения *I. dammini* вписывается в группу *persulcatus* и, таким образом, воссоединяет с ней *I. scapularis*. Переисследовав на доступном уровне *I. dentatus*, а именно, строение самки и самца по фотографиям, сделанным с растровым микроскопом (Keigans, Clifford, 1978), а нимфальную фазу по коллекционному материалу, мы пришли к заключению, что по признакам, положенным в основу выделения группы *persulcatus* — строению гнатосомы и хетотаксии — половозрелая и нимфальная фазы очень близки к таковым палеарктических представителей группы: *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*, *I. kashmiricus*, *I. ricinus*. В этой связи нельзя согласиться с американскими авторами (Teleford, Spielman, 1989, с. 120) в том, что *I. dentatus* не входит в «комплекс *I. ricinus*»; а утверждение, что *I. dentatus* имеет четкие биологические и морфологические отличия от видов этого комплекса, не понятно: все виды группы *persulcatus* (или «комплекса *I. ricinus*») имеют четкие морфологические отличия на всех активных фазах жизненного цикла. Для каждого из видов группы прослеживается и биологическая специфика. Кстати, экологическим аналогом *I. dentatus* в Палеарктике выступает *I. kazakstani*, паразитирующий преимущественно на зайце-толае.

Понятие группа — самое бесправное объединение видов и не имеет статуса в зоологической номенклатуре. Применение этого понятия в таксономических работах не всегда связано с выявлением родственных отношений. В случае с группой *persulcatus* показателем родственных отношений служат проявления морфологической общности видов по ряду признаков, хотя бы у двух, а иногда и у 3 фаз онтогенеза. Именно естественный характер группы *persulcatus* обеспечивает прогностическую значимость таксономических данных. С другой стороны, глубокие биологические связи *B. burgdorferi* с видами группы *persulcatus* можно рассматривать как косвенное подтверждение естественного характера этой группы, установленного вне зависимости от взаимоотношений с возбудителем болезни Лайма.

Данные литературы по преимуществу лишь ограничиваются констатацией переноса *B. burgdorferi* видами комплекса *I. (I.) ricinus*. И только в одной работе связям спирохеты с узким систематическим кругом переносчиков дается объяснение (Piesman, 1989). Автор считает, что или у видов этого комплекса имеется фактор, благоприятствующий развитию *B. burgdorferi*, но отсутствующий у видов других родов, или у видов других родов имеется ингибитор, отсутствующий у видов подрода *Ixodes* s. str.

Но связи возбудителя с единой филетической группой видов — основных переносчиков свидетельствуют об единстве происхождения экологической среды для возбудителя в пределах обширного подрода *Ixodes* s. str. Следовательно, фактор, благоприятствующий развитию *B. burgdorferi* в организме узкого круга видов, может иметь эволюционные корни. Вместе с этим каждый вид-переносчик — это и эволюционно сложившаяся разность экологической среды для возбудителя. Поэтому естественно, что роль каждого из видов группы *persulcatus*, как среды для развития *B. burgdorferi* и циркуляции спирохеты в природных очагах болезни Лайма, неоднородна. Это наглядно показывает представленный выше обзор данных о взаимоотношениях спирохеты с каждым из видов-переносчиков на протяжении его жизненного цикла. Исторический подход позволяет предположить возможность участия в циркуляции *B. burgdorferi* и других видов группы *persulcatus* нашей и сопредельной фауны — *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*, *I. nipponensis*.

Все рассмотренные материалы свидетельствуют о коэволюции *B. burgdorferi* и видов группы *persulcatus*. Это позволяет приложить гипотезу о палеогенезе ареалов видов группы *persulcatus* (Филиппова, 1971, 1973; Таежный клещ, 1985) к ареалу возбудителя болезни Лайма. Напомним, что реконструкции формирования ареалов видов группы *persulcatus* основаны на синтезе данных о рецентных особенностях биотопических и трофических связей и распростра-

нения отнесенных к группе в тот период видов, а также преобразованиях в третичном-четвертичном периодах флоры, фауны, ландшафтов. Эти реконструкции касались преимущественно Палеарктики. Было показано, что большая часть видов группы *persulcatus* тяготеет происхождением и процветанием к плиоценовым широколиственным мезофильным лесам, которые простирались в теплоумеренной зоне Евразии сплошной полосой от Атлантического до Тихого океана вплоть до верхнего плиоцена. Сухопутные мосты в плиоцене и плейстоцене между Восточной Азией и Северной Америкой могли обеспечить расселение видов группы на западных территориях Неарктики. К настоящему времени большая часть видов группы *persulcatus* имеет реликтовые ареалы, тяготеющие к горным мезофильным лесам по периферии Центральной Азии, западным отрогам Скалистых гор.

Теперь, когда *I. dammini* и через его посредство *I. scapularis*, а также *I. dentatus* вошли в группу *persulcatus* и, таким образом, упрочилось представительство в приатлантической части Неарктики, встает вопрос о возможных путях формирования ареалов видов группы *persulcatus* на этой территории. Высказанное Балашовым (1989) предположение о том, что подвид *Ixodes s. str.* сформировался в Лавразии до утраты наземного соединения между Северной Америкой и Европой, т. е. не позднее конца палеоцена, не противоречит представлениям о филетическом единстве группы *persulcatus*. Корни группы могли возникнуть в позднем палеоцене, но условия для формирования современных видов (*I. scapularis*, *I. muris*, *I. dammini*, *I. dentatus*) появились значительно позже и по аналогии с Палеарктикой могут быть датированы нижней границей плиоцена.

Следовательно, в палеоцене в Лавразии могли возникнуть и связи *B. burgdorferi* с предками видов группы *persulcatus*, а затем единый ареал спирохеты распался на североамериканский и евразийский ареалы, а сама спирохета перешла к рецетным видам группы *persulcatus*.

Резюмируя результаты анализа таксономических аспектов изучения переносчиков возбудителя болезни Лайма и вытекающих из него эволюционных характеристик переносчиков, видим пример коэволюции данного возбудителя и видов группы *persulcatus* при широком спектре коадаптаций спирохеты и видов-переносчиков. Принимая во внимание сложную историю и, скорее всего, неоднозначное «эволюционное время» видов группы *persulcatus* как экологической среды возбудителя, нельзя исключить, что последний может оказаться комплексом близких видов. Учитывая особенности эволюции сем. Ixodidae, связи спирохеты с видами других родов следует рассматривать как более поздние и вторичные по отношению к группе *persulcatus*, и ведущее значение в переносе, по всей вероятности, сохранится за видами этой группы.

#### Список литературы

- Балашов Ю. С. Коэволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных // Паразитология. 1989. Т. 33, вып. 6. С. 457—468.
- Баратов О. С. Выявление возбудителя болезни Лайма в Эстонской ССР // Тез. докл. 12-й Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней, Новосибирск. М., 1989. С. 20.
- Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В., Кузнецова Р. И., Фонарев Л. С., Чурилова А. Р., Антыкова Л. П., Калинин М. И., Крючечников В. Н., Мебель Б. Д., Щербаков С. В., Ковтуненко С. С. Выявление и первые результаты изучения болезни Лайма на северо-западе СССР // Мед. паразитол. 1988. № 1. С. 45—48.
- Коренберг Э. И., Крючечников В. Н., Ковалевский Ю. В., Щербаков С. В., Кузнецова Р. И., Левин М. А. Клещ *Ixodes persulcatus* Schulze — новый переносчик *Borrelia burgdorferi* // ДАН СССР. 1987а. Т. 297. № 5. С. 1268—1270.
- Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Крючечников В. Н. Материалы по распространению болезни Лайма в СССР // Мед. паразитол. 1987б. № 2. С. 71—73.
- Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Захарычева Т. А., Левин М. А., Кали-



- нин М. И., Крючечников В. Н. Болезнь Лайма в Хабаровском крае // Мед. паразитол. 1989. № 5. С. 74—78.
- Крючечников В. Н. Хроническая мигрирующая эритема, или болезнь Лайма, — новый клещевой спирохетоз // Журн. микробиол., эпидемиол., иммунол. 1985. Вып. 9. С. 101—109.
- Крючечников В. Н., Коренберг Э. И., Шербаков С. В., Ковалевский Ю. В., Левин М. А. Идентификация боррелий, изолированных в СССР от клещей *Ixodes persulcatus* Schulze // Журн. микробиол., эпидемиол., иммунол. 1988. Вып. 12. С. 41—44.
- Мотеюнас Л. И., Коренберг Э. И., Даулетас С. В., Калинин М. И., Шаджене А. Р., Регагене Т. К., Шербаков С. В. Первые результаты изучения природной очаговости болезни Лайма в Литве // Тез. докл. 12-й Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней. Новосибирск. М., 1989. С. 108—109.
- Пиценко Н. Д., Кветкова Э. А., Коренберг Э. И., Шербаков С. В. Серологическая верификация болезни Лайма в Омской области // Тез. докл. 12-й Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней, Новосибирск. М., 1989. С. 124—125.
- Рейчук Е. А., Чернуха Ю. Т., Петров Е. М. Болезнь Лайма в Калининградской области // Тез. докл. 12-й Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней, Новосибирск. М., 1989. С. 135—136.
- Таежний клещ *Ixodes persulcatus* Schulze / Под. ред. Н. А. Филипповой. Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Филиппова Н. А. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) — переносчиков вируса клещевого энцефалита // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 675—683.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Rom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385—391.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *Ixodes persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae: Паукообразные. М.; Л. 1977. 396 с. (Фауна СССР. Т. 4, вып. 4).
- Aeschlimann A., Chamot E., Gigon F., Jeanneret J.-P., Kessler D., Walther Ch. *Borrelia burgdorferi* in Switzerland // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263. P. 450—458.
- Ai Ch., Wen Y., Zhang Y., Wang Sh., Qiu Q., Shi Z., Li D., Chen D., Liu X., Zhao J. Clinical manifestations and epidemiological characteristics of Lyme disease in Haillin Country, Heilongjiang Province, China // Lyme disease and related disorders. Ann. N. Y.: Acad. Sci., 1988. Vol. 539. P. 302—313.
- Anderson J. F. Mammalian and avian reservoirs for *Borrelia burgdorferi* // Lyme disease and related disorders. Ann. N. Y.: Acad. Sci., 1988. Vol. 539. P. 180—191.
- Anderson J. F., Johnson R. C., Magnarelli L. A., Hude F. W. Identification of endemic foci of Lyme disease: isolation of *Borrelia burgdorferi* // J. Clin. Microbiol. 1985. Vol. 22, N 1. P. 36—38.
- Anderson J. F., Magnarelli L. A. Spirochetes in *Ixodes dammini* and *Babesia microti* on Prudence Island, Rhode Island // J. Infect. Dis. 1983. Vol. 148, N 6. P. 1124.
- Barbour A., Burgdorfer W., Hayes S., Peter O., Aeschlimann A. Isolation of a cultivable spirochete from *Ixodes ricinus* ticks of Switzerland // Curr. Microbiol. 1983. Vol. 8. P. 123—126.
- Bosler E. M., Coleman Y. L., Benach Y. L., Massey D. A., Hanrahan Y. P., Burgdorfer W. Natural distribution of the *Ixodes dammini* spirochete // Science. 1983. Vol. 220. P. 321—322.
- Burgdorfer W., Gage K. L. Susceptibility of the blacklegged tick, *Ixodes scapularis*, to the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi* // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263. P. 15—29.
- Burgdorfer W., Keirans E. Ticks and Lyme disease in the United States // Ann. Intern. Medicine. 1983. Vol. 99, N 1. P. 121.
- Burgdorfer W., Barbour A. Y., Hayes S. F., Benach Y. L., Grunwaldt E., Davis Y. P. Lyme disease — a tick-borne spirochetosis? // Science. 1982. Vol. 216. P. 1317—1319.
- Burgdorfer W., Barbour A., Hayes S., Peter O., Aeschlimann A. Erythema chronicum migrans a tick-borne spirochetosis // Acta Tropica. 1983. Vol. 40. P. 79—83.
- Burgdorfer W., Hayes S. F., Benach Y. L. Development of *Borrelia burgdorferi* in ixodid tick vectors // Lyme disease and related disorders. Ann. N. Y.: Acad. Sci., 1988. Vol. 539. P. 172—179.
- Burgdorfer W., Lane R. S., Barbour A. Y., Gresbrink R. A., Anderson T. R. The western black legged tick, *Ixodes pacificus*: a vector of *Borrelia burgdorferi* // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1985. Vol. 34. P. 925—930.
- Caflish U., Tönz O., Schaad U. B., Aeschlimann A., Burgdorfer W. Die Zecken-Meningoradikulitis eine Spirochätose // Schweiz. med. Wschr. 1984. Bd 114. S. 630—634.

- Doby J. M., Anderson J. F., Conatarmanach A., Magnarelli L., Martin A. Lyme disease in Canada with possible transmission by an insect // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263, N 3. P. 488—490.
- Hoogstraal H. Changing patterns of tickborne diseases in modern society // Ann. Rev. Entomol. 1981. Vol. 268. P. 75—99.
- Hoogstraal H. Theobald Smith: his scientific work and impact // Bull. ent. Soc. Amer. 1986. Vol. 32, N 1. P. 22—35.
- Kawabata M., Baba S., Iguchi K., Yamaguti N., Russell H. Lyme disease in Japan and its possible incriminated tick vector, *Ixodes persulcatus* // J. Infect. Dis. 1987. Vol. 156. P. 854.
- Keirans J. E., Clifford C. M. The genus *Ixodes* in the United States: a scanning electron microscope study and key to the adult // J. Med. Entomol. 1978. suppl. 2. P. 1—149.
- Keirans J. E., Clifford C. M., Guglielmone A. A., Mangold A. J. *Ixodes* (*Ixodes*) *pararicinus*, n. sp. (Acari: Ixodoidea: Ixodidae), a south american cattle tick long confused with *Ixodes ricinus* // J. Med. Entomol. 1985. Vol. 22, N 4. P. 401—407.
- Kmety E., Reháček J., Výrostková V. Investigations of ticks for the presence of *Borrelia* in Czechoslovakia // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263, N 3. P. 468—470.
- Lane R. S., Burgdorfer W. Potential role of native and exotic deer and their associated ticks (Acari: Ixodidae) in the ecology of Lyme disease in California, U. S. A. // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987a. Vol. 263. P. 35—64.
- Lane R. S., Burgdorfer W. Transovarial and transstadial passage of *Borrelia burgdorferi* in the western blacklegged tick, *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1987b. Vol. 37. P. 188—192.
- Lane R. S., Burgdorfer W. Spirochetes in mammals and ticks (Acari: Ixodidae) from a focus of Lyme borreliosis in California // J. Wildlife Dis. 1988. Vol. 24. P. 1—9.
- Lane R. S., Lavoie P. E. Lyme borreliosis in Californias ecological and epidemiological studies // Lyme disease and related disorders. Ann. N. Y.: Acad. Sci., 1988. Vol. 539. P. 192—203.
- Lane R. S., Loye Y. E. Lyme Disease in California: interrelationship of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae), the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*), and *Borrelia burgdorferi* // J. Med. Ent. 1989. Vol. 26, N 4. P. 272—278.
- Magnarelli L. A., Anderson J. F., Apperson C. B., Fish D., Yohson R. C., Chappel W. A. Spirochetes in ticks and antibodies to *Borrelia burgdorferi* in white-tailed deer from Connecticut, New York State, and North Carolina // J. Wildlife Dis. 1986a. Vol. 22. P. 178—188.
- Magnarelli L. A., Anderson J. F., Fish D. Transovarial transmission of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) // J. Infect. Dis. 1987a. Vol. 156, N 1. P. 234—236.
- Matuschka F. R., Spielman A. The emergence of Lyme disease in a changing environment in North America and Central Europe. Review Article. // Exp. Appl. Acarol. 1986. Vol. 2, N 4. P. 337—353.
- Piesman J. Transmission of Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // Exp. a. Applied Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 71—80.
- Piesman J., Sinsky R. S. Ability of *Ixodes scapularis*, *Dermacentor variabilis*, and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) to acquire, maintain, and transmit Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // J. Med. Ent. 1988. Vol. 25, N 5. P. 336—339.
- Piesman J., Donhue J. G., Mather T. N., Spielman A. Transovarially acquired Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) in field-collected larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1986. Vol. 23. 219 p.
- Rawlings Y. A. Lyme disease in Texas // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1986. Vol. 263. P. 483—487.
- Schmidt R., Kabatzki J., Hartung S., Ackermann R. Erythema chronicum migrans disease in the Federal Republic of Germany // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263, N 3. P. 435—441.
- Schulze T. L., Bowen Y. S., Bosler E. M., Lakat M. F., Parkin W. E., Altman R., Ormiston B. G., Shisler J. K. *Amblyomma americanum*: a potential vector of Lyme disease in New Jersey // Science. 1986. Vol. 224. P. 601—603.
- Shulze T. L., Lakat M., Parkin W., Shisler Y., Charette D., Bosler E. Comparison of rate of infection by the Lyme disease spirochete in selected populations of *Ixodes dammini* and *Amblyomma americanum* // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987. Vol. 263. P. 72—78.
- Spielman A., Clifford C. M., Piesman J., Corwin M. D. Human babesiosis on Nantucket Island, U. S. A. Description of the vector, *Ixodes* (*Ixodes*) *dammini*, n. sp. (Acarina: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1979. Vol. 15, N 3. P. 218—234.
- Spielman A., Wilson M. L., Levin J., Piesman J. Ecology of *Ixodes dammini* borne humane babesiosis and Lyme disease // Ann. Rev. Entomol. 1985. Vol. 30. P. 439—460.
- Stanek G., Binger J., Hirschl A., Wewalka G., Radda A. *Borrelia* transfer by ticks during their life cycle // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987a. Vol. 263. P. 24—33.

- Stanek G., Hirschl A., Stemberger H., Wewalka G., Wiedermann G. Does Lyme Borreliosis also occur in Tropical and Subtropical Areas? // Zbl. Bakt., Hyg. A. 1987b. Vol. 263. P. 491—495.
- Teleford S. R., Spielman A. Competence of a rabbit-feeding Ixodes (Acari: Ixodidae) as a vector of the Lyme disease spirochete // J. Med. Entomol. 1989. Vol. 26, N 2. P. 118—121.
- Wilson M. L., Teleford S. R., Piesman J., Spielman A. Reduced abundance of immature Ixodes dammini (Acari: Ixodidae) following elimination of deer // J. Med. Entomol. 1988. Vol. 25, N 4. P. 224—228.
- Zhioua E., Gern L., Aeschlimann A. Isolement d'un spirochete apartir d'Ixodes ricinus de Tunisie // Bull. Soc. fr. parasitol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 107—110.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 24.10.1989

## TAXONOMIC ASPECTS OF THE LYME DISEASE AGENT TRANSMISSION

N. A. Filippova

*Key words:* ixodid ticks, group persulcatus, Lyme disease

### S U M M A R Y

According to world literature data 17 species of ixodid ticks have been studied for natural infection with the Lyme disease agent. Analysis of the data on the level of the infection, transovarial and transphase transmission has shown that main biological vectors of *Borrelia burgdorferi* are the species of the subgenus *Ixodes* s. str. — *I. ricinus*, *I. persulcatus* (Eurasia), *I. dammini*, *I. pacificus* (North America). Potential vectors are *I. scapularis*, *I. dentatus*, *Amblyomma americanum*, *Dermacentor variabilis*. Single isolations were registered for *I. neotomae*, *Haemaphysalis leporispalustris*, *D. occidentalis*. Nonidentified spirocheta was isolated from *A. americanum*, *D. variabilis*, *D. parumapertum*, *Rhipicephalus sanguineus*. No agent was isolated from *I. cookei*, *D. albipictus*, *R. reticulatus*, *H. concinna*. On the basis of comparative and ontogenetic data the species from a group of main vectors: *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. pacificus* had been attributed by me to the phyletic group *persulcatus* before Lyme disease was discovered and its causative agent isolated. The question whether *I. scapularis* belongs to the group *persulcatus* was also discussed at that time but left open due to somewhat aberrant structure of gnathosoma at preimaginal phases (Filippova, 1969, 1971, 1973). 6 palaearctic, 2 indomalayan and 3 nearctic species were referred to the group *persulcatus* at the time. *I. dammini* was described later, in 1979. Gnathosoma of its preimaginal phases has an intermediate structure between *I. scapularis* and other species of the group *persulcatus*. Sexually mature phase and nymph of *I. dentatus* have much in common with palaearctic members of the group, *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*, *I. kashmicus*. Preimaginal phases of *I. scapularis* and nymph of *I. dentatus* were studied by me on the collection material. Thus, it is possible to speak of the belonging of main vectors of *B. burgdorferi* to a common phyletic group within the subgenus *Ixodes* s. str. and, therefore, of common origin of ecological medium for the agent. At the same time each species of the vector is an evolutionally developed difference of ecological medium for *B. burgdorferi*. Roots of the group *persulcatus* could originate as far as in Paleocene before the land connection between North America and Europe disappeared. Conditions for the existence of recent species, however, appeared considerably later and their flourishing is dated by Pliocene. The main epidemiological role belongs now to *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. dammini*, *I. pacificus*.

Results of the analysis of taxonomic aspects of the Lyme disease agent transmission and evolutionary characteristics of the vectors resulting from it give an example of coevolution of this agent and species of the group *persulcatus* with a wide spectrum of coadaptations of spirocheta and species-vectors. Taking into consideration a complex history and rather ambiguous «evolutionary time» of the *persulcatus* species as an ecological medium for the agent, we cannot ignore that the latter can happen to be a complex of close species. Considering the peculiarities of the evolution of the family Ixodidae, connections of the spirocheta with species of other genera should be regarded as more late and secondary in respect to the group *persulcatus* and the leading role in the transmission will likely belong to the species of this group.